

ДИРЕКЦИОННАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА *MIZUHOPECTEN YESSOENSIS* И ГРЕБЕШКА СВИФТА *CHLAMYS SWIFTI* К МЕХАНИЧЕСКИМ КОЛЕБАНИЯМ В ВОДНОЙ СРЕДЕ¹

© 2005 г. П. М. Жадан

Тихоокеанский океанологический институт ДВО РАН, Владивосток 690041
e-mail: pzhadan@poi.dvo.ru

Статья принята к печати 29.01.2004 г.

В экспериментах по поведению двух видов двустворчатых моллюсков исследована роль абдоминального сенсорного органа (АСО) в дирекционной чувствительности приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* и гребешка Свифта *Chlamys swifti* к вибрационным колебаниям в водной среде. Измерение порогов производилось на частоте 140 Гц. Показано, что оба вида двустворчатых моллюсков наиболее чувствительны к колебаниям, источник которых расположен сверху (со стороны левой створки) и смещен в ростро-дорсальном направлении. Удаление АСО сопровождалось потерей дирекционной чувствительности и значительным увеличением порога реакции на звуковой стимул. Обнаружено, что гребешки способны воспринимать модулированные колебания ультразвуковой частоты в тех случаях, когда частота модуляции лежит в пределах 30–1000 Гц. Это обусловлено тем, что модулированный ультразвук вызывает слабые колебания створок раковины моллюсков с частотой, равной частоте модуляции.

Ключевые слова: поведение, моллюски, дирекционная чувствительность, механорецепция, абдоминальный сенсорный орган.

Directional sensitivity of *Mizuhopecten yessoensis* and *Chlamys swifti* to waterborne vibrations. P. M. Zhadan (Pacific Oceanological Institute, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

The role of molluscan abdominal sensory organ in directional sensitivity to waterborne vibrations was studied in behavioral experiments with two scallops *Mizuhopecten yessoensis* and *Chlamys swifti*. Both species of bivalves were most sensitive when the vibration source was located above (on the side of left valve) or anteriorly. Removal of abdominal sensory organ led to the loss of directional sensitivity and to a significant increase in threshold sensitivity to vibration. The scallops were sensitive to modulated ultrasound when the frequency of modulation was in the range from 30 to 1000 Hz. This is explained by the fact that modulated ultrasound causes weak vibration of shell valves with frequency corresponding to the frequency of modulation. (Biologiya Morya, Vladivostok, 2005, vol. 31, no. 1, pp. 37–44).

Key words: behavior, mollusks, directional sensitivity, mechanoreception, abdominal sensory organ.

Пектиниды – одни из наиболее активных двустворчатых моллюсков – способны избегать хищников, передвигаясь с использованием принципа реактивного движения. Активное поведение во многом обеспечивается высокоразвитыми сенсорными системами. Зрительная система представлена многочисленными глазками, расположенными по периферии мантии; тактильная система включает многочисленные большие, средние и малые щупальца края мантии; химическое чувство представлено осфрадием; органы равновесия – статоцистами, локализованными в церебральном ганглии. Помимо этого пектиниды имеют своеобразный орган слуха – абдоминальный сенсорный орган (АСО), который обладает высокой чувствительностью к вибрационным колебаниям в водной среде (Жадан, Семенов, 1982; Zhadan, Semenov, 1984). Наличие такого специального органа отличает двустворчатых от других моллюсков.

АСО впервые описан немецкими исследователями в конце позапрошлого века (Eisig, 1887, цит. по: Moir,

1977a; Theile, 1887, 1889). Позже его исследовали на световом (White, 1937; Galtsoff, 1964) и электронно-микроскопическом уровне (Moir, 1977a; Haszprunar, 1985a; Жадан и др., 1986; Жадан, Сизов, 2000; Жадан, Даутов, 2003а, б). АСО – наиболее крупный из известных механосенсорных органов, у некоторых видов он достигает 5 мм в длину и 2 мм в толщину. Сенсорный эпителий органа включает около 4 млн. рецепторных клеток (это около 90% его клеточного состава), имеющих на апикальной поверхности единственную длинную, более 200 мкм, ресничку.

К настоящему времени АСО обнаружен у представителей 19 семейств двустворчатых моллюсков из подклассов Pteriomorpha и Palaeoheterodonta (Haszprunar, 1983). АСО является парным образованием, но у моллюсков, располагающихся на субстрате на одном боку (например, Pectinidae и Ostreidae), этот орган находится только справа.

Интересно, что у двустворчатых моллюсков, не имеющих АСО, есть органы, структурно сходные с

¹Исследование поддержано грантами ДВО РАН (проекты 03-3-А-06-055 и 04-3-А-06-055).

ним, например, у Tellinidae это сенсорный орган крестообразной мышцы (cruciform sense organ), у Nuculidae – орган Штемфли (Stemphell's organ). По мнению исследователей, эти образования также играют роль приемника колебаний в водной среде (Pichon et al., 1978; Frenkiel, Moueza, 1980; Haszprunar, 1985b). Таким образом, у двустворчатых моллюсков, в отличие от брюхоногих и головоногих, в процессе эволюции сформировались особые механосенсорные органы – функциональный аналог акустико-латеральной системы позвоночных животных.

Известно, что у высших животных рецепторы акустико-латеральной системы являются частью акустической системы внутривидовой и межвидовой коммуникации, которая дополнена эффекторными системами продуцирования акустического сигнала. У двустворчатых моллюсков эффекторная система, вероятно, отсутствует, а имеющиеся механосенсорные системы обеспечивают только детектирование механических колебаний в водной среде. Настоящее исследование посвящено выяснению возможностей такого детектирования у двух видов пектинид и роли АСО в этом процессе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослых особей приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* с высотой раковины 12–15 см и гребешка Свифта *Chlamys swifti* с высотой раковины 6–10 см отлавливали в зал. Петра Великого Японского моря в июне–августе. Сразу после отлова моллюсков делили на три группы по 5 особей. Первая группа животных оставалась интактной (контроль 1). У животных второй группы (контроль 2) удаляли участок валика ниже места расположения АСО. У животных третьей группы (опытной) АСО удаляли. После операции моллюсков выдерживали в море в садке на глубине около 2 м в течение 3–6 сут. Непосредственно перед экспериментом их содержали в аквариуме с проточной аэрируемой водой при температуре 14–17°C.

Опыты проводили в проточном аквариуме размером 60 × 40 × 40 см без аэрации при температуре 14–17°C. Гребешков помещали левой или правой створкой вниз на платформу, которая представляла собой резиновое кольцо диаметром 13 см (рис. 1). Платформа была подвешена в толще воды на тонких нитях примерно на равном расстоянии от дна аквариума и поверхности. Такая конструкция позволяла легко изменять положение гребешка относительно излучателей звука, вращая платформу на 360° вокруг вертикальной оси и наклоняя ее до 45°. Расстояние от излучателей до края раковины моллюска составляло 6 см.

Для стимуляции использовали излучатели звука двух типов. Первый, оригинальной конструкции, представлял собой динамик мощностью 0.5 Вт, помещенный в герметичный пластиковый бокс с тонкой (1 мм) передней стенкой. Этот стационарный излучатель крепился к стенке или дну аквариума прямо напротив платформы с животным. Второй – пьезокерамический излучатель в форме диска диаметром 150 мм и толщиной 15 мм – крепился к шарнирной штанге и мог перемещаться вокруг платформы.

Питание излучателей осуществлялось от двух пар генераторов синусоидальных колебаний ГЗ-112/1 и ЗГ-34. При использовании стационарного излучателя частота стимуляции составляла 140 Гц, время нарастания амплитуды стимула – 25 мс. Стимуляция от пьезокерамического излучателя осуществлялась амплитудно-модулированными колебаниями ультразвуковой частоты с несущей частотой 40 кГц. Большинство экспериментов проведено при частоте модуляции 150 Гц с глубиной модуляции около 100%.

Для определения пороговой интенсивности звука гребешку предъявляли по пять стимулов длительностью 2 с, следующих с интервалом в 2 мин. Пороговой считалась интенсивность стимула, вызывающая минимальную видимую реакцию животного на три предъявления из пяти. Для каждого животного измерения пороговых стимулов проводили 3–4 раза в течение одного эксперимента.

Для измерения колебаний створки раковины гребешка использовали измерительную схему оригинальной конструкции (рис. 2). Датчиком служил измерительный конденсатор, одна из обкладок которого через тонкий стержень контакти-

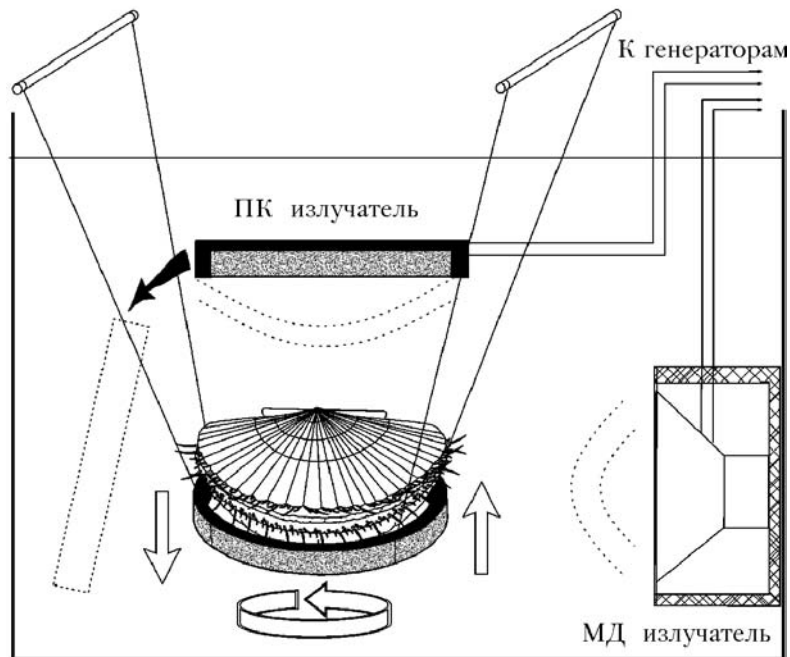


Рис. 1. Схема экспериментальной установки. Пояснение см. в разделе "Материал и методика".

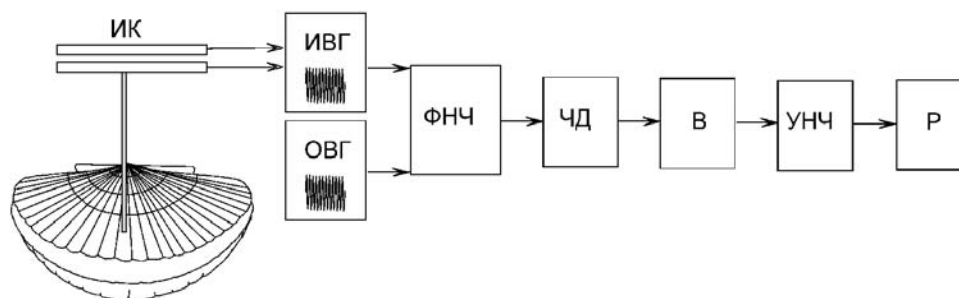


Рис. 2. Блок-схема установки для регистрации колебаний раковины моллюска под воздействием звукового стимула. ИК – измерительный конденсатор, ИВГ и ОВГ – измерительный и опорный генераторы, ФНЧ – фильтр низкой частоты, ЧД – частотный дискриминатор, В – выпрямитель, УНЧ – усилитель низкой частоты, Р – регистратор.

рвала со створкой. Смещение створки изменяло расстояние между обкладками конденсатора и, соответственно, его емкость. Это, в свою очередь, приводило к пропорциональному изменению частоты измерительного генератора. Смещение сигналов измерительного и опорного генераторов вело к возникновению биений, частота которых соответствовала разности частот обоих генераторов. После выделения низкочастотной составляющей сигнал подавался на частотный дискриминатор и выпрямитель, на выходе которого получали сигнал, пропорциональный амплитуде смещения обкладки измерительного конденсатора.

Измерения интенсивности звукового сигнала перед каждым экспериментом проводили пьезокерамическим шариковым гидрофоном диаметром 30 мм по всему объему аквариума. В статье представлены результаты измерений в месте расположения ближнего к излучателю края раковины животного. Данные об интенсивности звукового сигнала и амплитуде колебаний раковины моллюска представлены в виде величин выходного сигнала гидрофона и емкостного датчика.

Эксперименты проводили в темное время суток. Чтобы исключить влияние зрительных стимулов на результаты опытов, освещали только платформу с животным.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У приморского гребешка и гребешка Свифта АСО располагается в мантийной полости справа от анального отверстия вдоль валика, образованного складкой правой мантии, к которой орган прикреплен тонкой (около 2 мм) тканевой полоской (рис. 3). В месте прикрепления, у вентральной вершины тонической мышцы-замыкателя, тканевой валик возвышается над поверхностью мантии примерно на 8 мм. Затем он постепенно сходит на нет примерно к середине свободной поверхности, ограниченной мышцей-замыкателем и краем мантии. Располагаясь в средней части валика, АСО возвышается над поверхностью мантии примерно на 5 мм. Орган опущен очень длинными сенсорными ресничками, видимыми невооруженным глазом как опалесцирующий ореол. Под бинокулярным микроскопом видно, что сенсорный эпителий располагается несимметрично относительно длинной оси органа. Большая часть этой поверхности обращена вверх и в ростродорсальном направлении (рис. 3). При прикосновении к поверхности мантийного валика вблизи АСО происходит сокращение тканевой полоски. В результате орган прижимается к мантийному валику и поворачивается вокруг продольной оси примерно на 30° таким образом,

что сенсорный эпителий оказывается почти полностью обращенным в росто-дорсальном направлении.

АСО иннервируется двумя ветвями заднего мантийного нерва, который берет начало от висцерального ганглия. Обе ветви подходят к органу со стороны мышцы аддуктора, поэтому удаление части тканевой полоски и части мантийного валика справа от органа (контрольная операция) не затрагивает этих нервов. Кроме того, в месте операции нет крупных нервных стволов, что исключает возможность денервации значительных участков края мантии.

Примерно через 30 мин после помещения на платформу гребешки демонстрировали характерную поведенческую реакцию: створки приоткрыты на угол около 10°; большие щупальца вытянуты на максимальную длину; парус мантии полностью развернут перпендикулярно плоскости створок; между краями паруса небольшая щель, через которую просматривается внутримантийное пространство.

Предварительные эксперименты показали, что реакция гребешков на колебания в звуковом диапазоне зависела от частоты, интенсивности стимула и была более выражена при модуляции сигнала. Слабый стимул вызывал легкое сокращение края паруса мантии. По мере увеличения его интенсивности в реакцию сокращения вовлекались длинные и короткие щупальца, затем происходило медленное смыкание створок раковины. В редких случаях гребешки реагировали быстрым схлопыванием створок. В настоящем исследовании о наличии положительной реакции на стимул судили по слабому сокращению паруса мантии.

Поскольку АСО располагается несимметрично относительно внутренних органов и раковины, можно было ожидать, что чувствительность животного к стимулам разного направления будет различаться. Действительно, порог поведенческой реакции зависел от того, какой стороной к источнику звукового сигнала располагался моллюск. В контрольных группах максимальная чувствительность к стимулам, поступающим с направлений, лежащих в горизонтальной плоскости, наблюдалась при повороте моллюска к излучателю передней стороной (рис. 4а). Порог поведенческой реакции в этом случае был в 2 раза ниже, чем для стимулов, поступающих с противоположного направления.

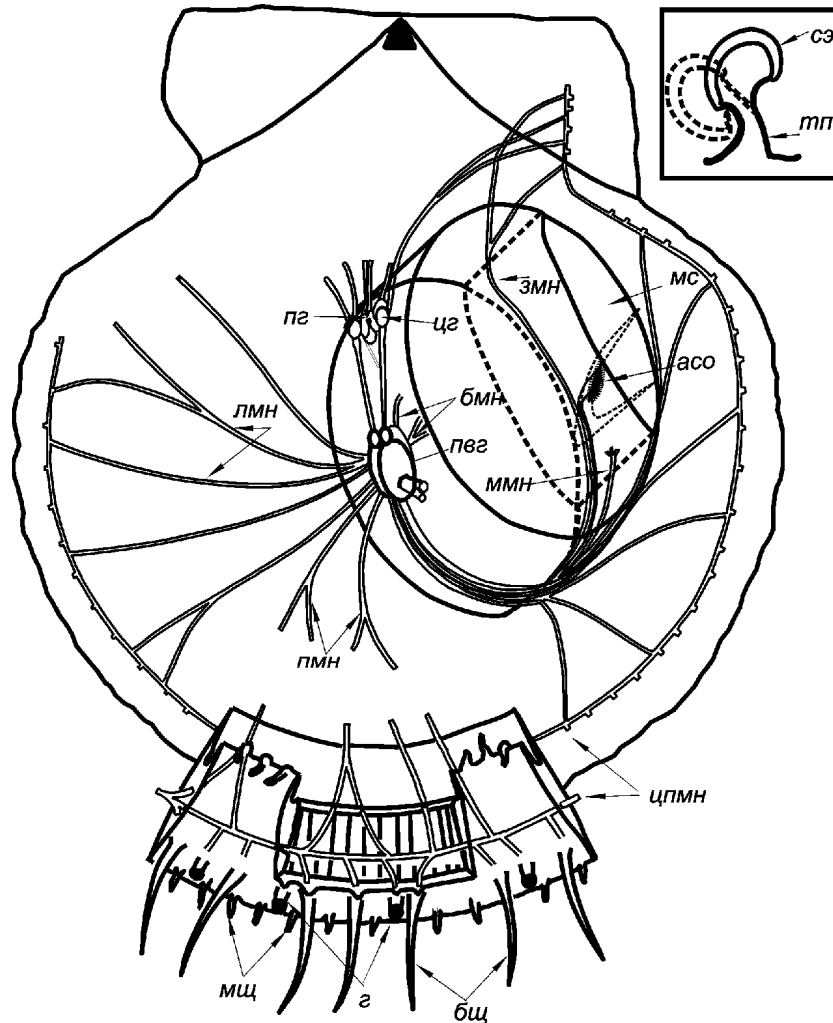


Рис. 3. Схема ЦНС, иннервации края мантии и абдоминального сенсорного органа (АСО) приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis*. В нижней части рисунка детализирована иннервация края мантии. На вставке в верхнем правом углу показан поперечный срез АСО и его возможные перемещения в результате сокращения тканевой полоски. Обозначения: асо – абдоминальный сенсорный орган; бмн и ммн – быстрый и медленный моторные нервы; бц – большие шупальца; г – глазки; змн, лмн и пмн – соответственно задние, латеральные и передние мантийные нервы; мс – мантийная складка; мц – малые шупальца; пвг – париетовисцеральный ганглий; пг – педальный ганглий; сэ – сенсорный эпителий; тп – тканевая полоска; цг – церебральный ганглий; цпмн – циркумпаллиальный мантийный нерв (по: Wilkens, 1981, с изменениями).

Для стимулов, поступающих с направлений, лежащих в вертикальной плоскости, минимальный порог регистрировался в опыте, когда животное было повернуто к излучателю левой (верхней) створкой (рис. 4б). При этом максимум чувствительности был смещен от вертикали примерно на 45° в ростральном направлении.

Удаление АСО значительно снижало чувствительность гребешков к звуковому стимулу (рис. 5). Так, у интактных животных порог поведенческой реакции при стимуляции со стороны левой створки был в 62 ± 10.5 ($n = 18$) раза ниже, чем у животных с удаленным АСО. Контрольная операция не оказывала заметного влияния на чувствительность моллюсков к звуковой стимуляции ($n = 16$). Удаление АСО также сопровождалось потерей дирекционной чувствительности. Порог реакции к звуковым стимулам, приходящим с разных направлений, у таких животных достоверно не различался, хотя отмечена тенденция к снижению реакции при расположении излучателя со стороны замка

раковины (рис. 6). Эти данные прямо указывают на то, что наличие АСО существенно влияет на дирекционную и общую чувствительность приморского гребешка к колебаниям в водной среде.

Амплитудная модуляция сигнала заметно снижала порог реакции как у интактных животных, так и у животных с удаленным АСО. Модуляция стандартного (140 Гц) звукового сигнала с частотой 30 Гц снижала порог поведенческой реакции гребешков контрольных групп в 2.4 ± 0.6 раза ($n = 12$), а у гребешков с удаленным АСО в 3.2 ± 1.1 раза ($n = 12$).

У приморского гребешка форма правой и левой створок различна (левая створка плоская, а правая выпуклая), что могло быть одной из причин разной чувствительности к звуковому сигналу, приходящему слева и справа. Чтобы проверить данное предположение, проведены эксперименты по определению дирекционной чувствительности у гребешка Свифта. Форма обеих створок у этого вида почти одинакова, а положение

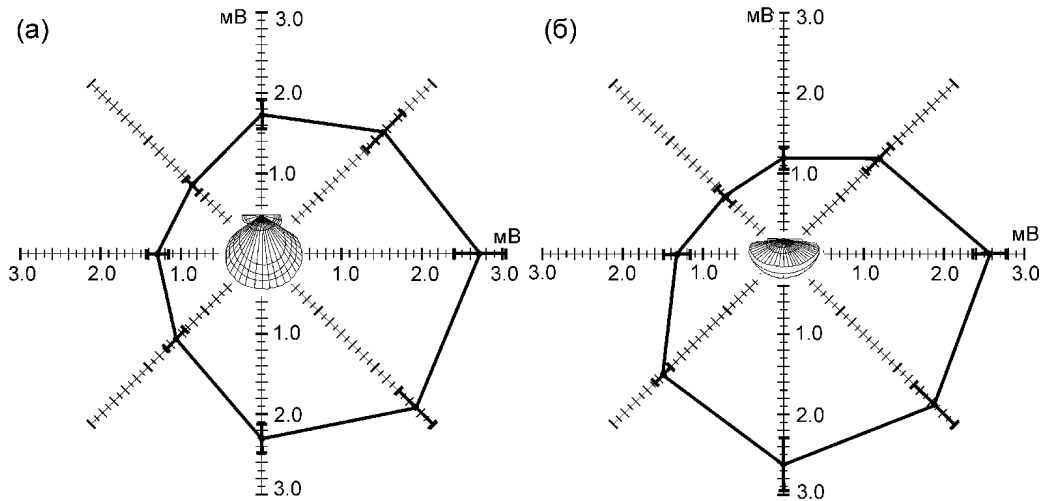


Рис. 4. Диаграмма дирекционной чувствительности интактного приморского гребешка к звуковому стимулу, приходящему с направлений, лежащих в горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскости. По осям – пороговые значения звукового сигнала, измеренного гидрофоном в месте расположения животного. Указаны стандартные отклонения. В опытах использовали 5 (а) и 4 (б) животных.

АСО относительно внутренних органов весьма сходно с его положением у приморского гребешка. Оказалось, что диаграммы направленности у гребешка Свифта и приморского гребешка принципиально сходны (рис. 7). Это говорит о том, что геометрия створок, скорее всего, не влияет на дирекционную чувствительность пектинид.

Дополнительная возможность рассмотреть вопрос о роли створок раковин в восприятии двустворчатými моллюсками колебаний в водной среде была получена в связи с обнаружением у исследуемых видов пектинид способности к восприятию колебаний в ультразвуковом диапазоне частот. При этом они отчетливо реагировали на ультразвуковой сигнал в момент его включения или выключения, но реакция отсутствовала, если сигнал нарастал плавно. Установлено также, что поведенческая реакция отчетливо проявлялась в тех случаях, когда ультразвуковой сигнал был модулированным по амплитуде с частотой модуляции в пределах 30–1000 Гц, при этом несущая частота могла быть любой в диапазоне 20–50 кГц.

Эти результаты показались несколько неожиданными, поскольку из электрофизиологических исследований известно, что максимальная частота, способная вызвать биоэлектрическую реакцию АСО, составляет 1500 Гц (Жадан, Семенов, 1982; Жадан, Чекмасова, 1986), а у механорецепторов края мантии верхний предел восприятия колебаний еще ниже (Stephens, 1978; Жадан и др., 1986). Поэтому логично было предположить, что модулированный ультразвуковой сигнал преобразуется какой-либо из структур моллюска, вероятнее всего раковины, в низкочастотный.

Для выяснения этого предположения проведены измерения колебаний створок под воздействием модулированного ультразвукового стимула. На животных, находящихся в хорошем состоянии, провести такие измерения практически невозможно, поскольку касание кончиком датчика створки раковины вызывает быстрое смыкание створок и потерю контакта с датчиком. Поэтому в опытах использованы животные, долгое время

содержавшиеся в неблагоприятных условиях (отсутствие протока, недостаточная аэрация, температура воды в аквариуме выше 20°C) и в значительной степени потерявшие чувствительность к вибрационным колебаниям. Порог их реакции был на два–три порядка выше нормы. Измерения показали, что, действительно, во время подачи сигнала створки колеблются с низкой частотой, соответствующей частоте модуляции. Также установлено, что амплитуда колебаний, вызванная модулированным ультразвуком, была максимальной в случае, когда плоскость излучателя была параллельна плоскости створки раковины. Она закономерно уменьшалась до нуля при увеличении угла между этими плоскостями до 90° (рис. 8а).

Дирекционная чувствительность приморского гребешка к модулированному ультразвуковому сигналу существенно отличалась от таковой для низкочастотного сигнала (рис. 8б). Поведенческая реакция регистрировалась только при стимуляции с латеральных на-

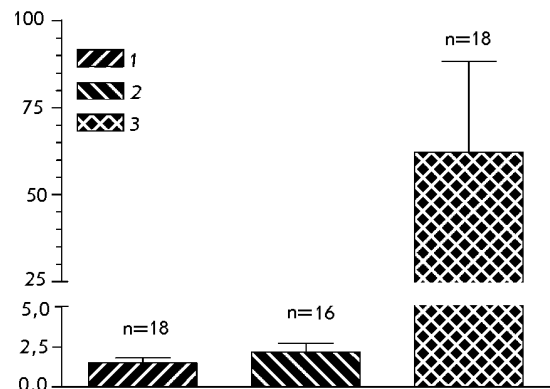


Рис. 5. Пороги поведенческой реакции приморского гребешка к звуковому стимулу, приходящему со стороны левой (верхней) створки. 1 – интактные животные (n = 5), 2 – моллюски после контрольной операции (n = 4), 3 – особи с удаленным АСО (n = 6). По оси ординат – пороговые значения звукового сигнала, измеренного гидрофоном в месте расположения животного. Указаны стандартные отклонения.

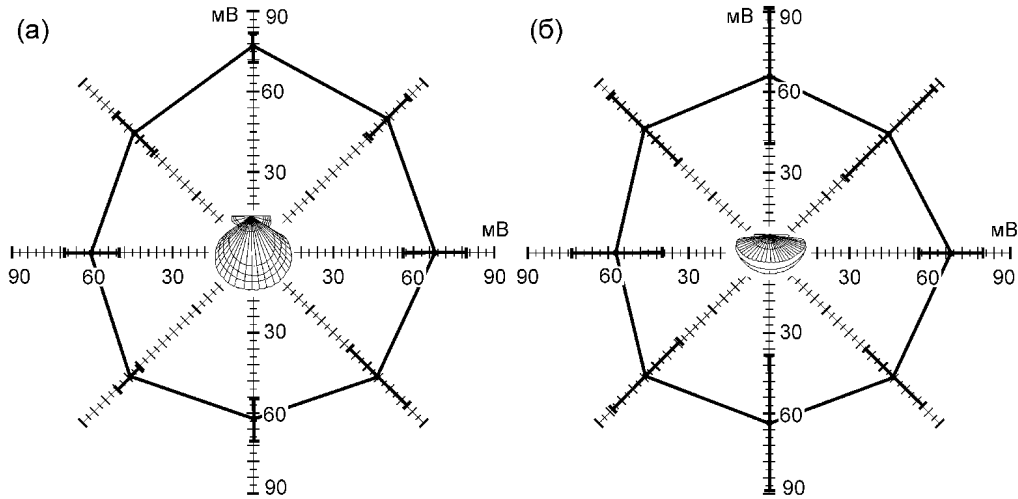


Рис. 6. Диаграмма дирекционной чувствительности приморского гребешка с удаленным АСО к звуковому стимулу, приходящему с направлений, лежащих в горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскости. Обозначения, как на рис. 4. Представлены данные, полученные на четырех животных.

правлений, т.е. со стороны верхней или нижней створки. При этом, как и в экспериментах со звуковыми стимулами с частотой 140 Гц, чувствительность была выше при расположении излучателя со стороны левой створки. При стимуляции с каудального, рострального, вентрального и дорсального направлений реакции животного обнаружить не удалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение звуковой волны в водной среде сопровождается изменением давления и смещением частиц. Позвоночные водные животные, в отличие от беспозвоночных, благодаря наличию замкнутых наполненных воздухом полостей способны воспринимать изменение давления, сопровождающее прохождение звуковой волны. Изменение давления вызывает пульсацию этих полостей. Поскольку их сжимаемость значительно выше, чем воды и окружающих тканей, такие пульсации продуцируют смещения частиц в окружа-

щем пространстве, большие по амплитуде, чем проходящая звуковая волна (Hawkins, 1973). Эти смещения, в свою очередь, передаются на близлежащие специализированные волосковые механорецепторные клетки.

У беспозвоночных животных воздушные полости отсутствуют и детектирование звука осуществляется по-иному. Звуковая волна, проходя через тело животного, встречает на своем пути структуры с различной плотностью и инерционностью (например, статоконии статоконистов, реснички), что вызывает относительное смещение этих структур и, как следствие, – стимуляцию механорецепторных клеток (Budelmann, 1989). Иными словами, ресничные механорецепторы водных моллюсков воспринимают только одну компоненту звуковой волны – смещение частиц.

Как показали эксперименты, удаление АСО приводит к возрастанию порогов на звуковой стимул почти на два порядка. Это свидетельствует о значительной роли данного органа в восприятии колебаний в водной

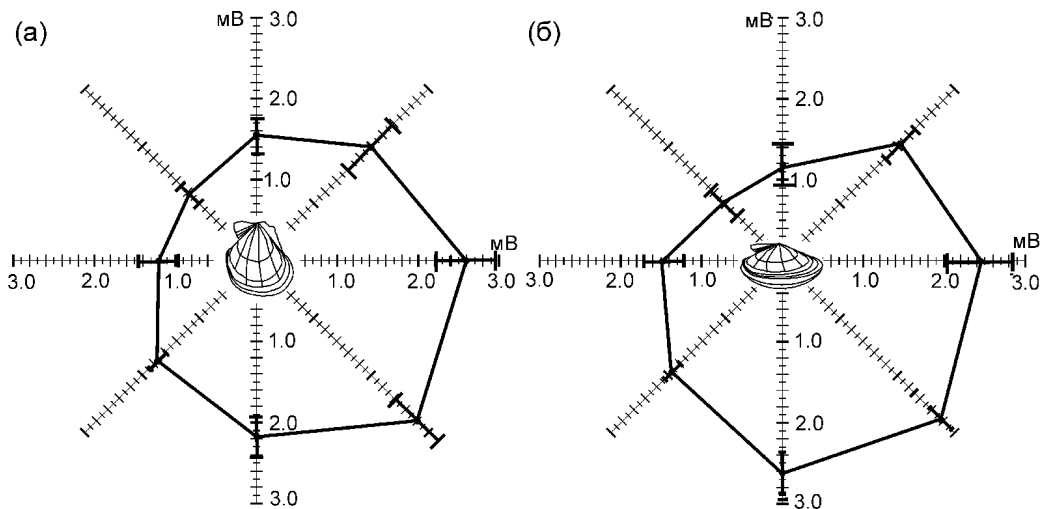


Рис. 7. Диаграмма дирекционной чувствительности интактного гребешка Свифта к звуковому стимулу, приходящему с направлений, лежащих в горизонтальной (а) и вертикальной (б) плоскости. По осям – пороговые значения звукового сигнала, измеренного гидрофоном в месте расположения животного. Указаны стандартные отклонения. В опытах использовали трех животных.

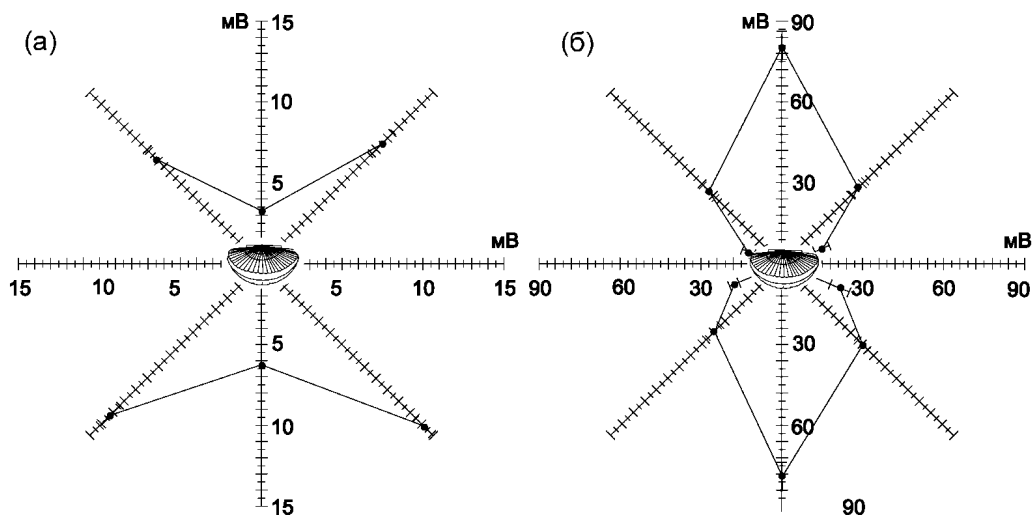


Рис. 8. Диаграмма дирекционной чувствительности intactного приморского гребешка к модулированному ультразвуковому стимулу (а) и колебаний раковины (б) при воздействии на животного сигналом с направлений, лежащих в вертикальной плоскости. По осям: а – пороговые значения звукового сигнала, измеренного гидрофоном в месте расположения животного; б – амплитуда колебаний раковины, измеренная ёмкостным датчиком.

среде. Сохраняющаяся после удаления АСО чувствительность к механическим колебаниям, очевидно, обеспечивается клетками с короткими ресничками, большое количество которых находится на поверхности мантии и щупалец (Moir, 1977b; Жадан и др., 1986), и которые менее чувствительны к механическому стимулу, чем сенсорные клетки АСО (Жадан, 2000). Высокая чувствительность сенсорных клеток АСО, вероятно, обусловлена уникальной морфологией их необычно длинных ресничек с тонкими и очень гибкими кончиками (Жадан, Даутов, 2003а, б).

Повышенная чувствительность к модулированным звуковым сигналам, обнаруженная в поведенческих экспериментах у intactных животных и у животных с удаленным АСО, является, вероятно, следствием того, что сенсорные клетки АСО, как и механорецепторные клетки края мантии, реагируют на механический стимул по фазно-тоническому типу (Stephens, 1978; Zhadan, Semen'kov, 1984; Жадан и др., 1986). У таких рецепторов модулированный по амплитуде сигнал способен вызвать большую по частоте и продолжительности импульсную реакцию, чем немодулированный.

Направленная чувствительность к колебаниям в водной среде, обнаруженная в поведенческих экспериментах, обусловлена присутствием у исследованных видов моллюсков АСО, поскольку его удаление лишало животных этого свойства. Характер направленной чувствительности может быть обусловлен многими факторами, такими как расположение АСО, ориентация сенсорного эпителия и наличие раковины. АСО с поддерживающей его мантийной складкой расположен в плоскости, перпендикулярной направлению максимальной чувствительности животного (рис. 3). При этом большая часть поверхности сенсорного эпителия органа обращена в сторону максимальной чувствительности животного. Возможно, что такое совпадение неслучайно, и именно расположение органа и пространственная

ориентация сенсорного эпителия определяют дирекционную чувствительность животного. По моим наблюдениям, сенсорный эпителий АСО у зарывающихся видов двустворчатых моллюсков *Glycymeris yessoensis* и *Scapharca broughtoni* обращен вверх, т.е. в сторону возможного приближения хищников.

Вместе с тем следует отметить, что перечисленные особенности могут нести и другой биологический смысл. При таком расположении АСО большая часть сенсорного эпителия защищена от выходящего водного потока и поэтому почти не подвержена его воздействию. Еще в меньшей степени выходящий водный поток будет влиять на чувствительные клетки сенсорного эпителия при сокращении тканевой полоски, так как в данном случае он почти полностью защищен от выходящего водного потока (рис. 3). Это особенно важно во время передвижения животного, когда скорость выбрасываемой из мантийной полости воды увеличивается многократно.

Сложнее для понимания факт повышенной чувствительности животного к стимулам, приходящим со стороны левой створки, т.е. сверху, если учитывать естественное положение животного на грунте. По данным электрофизиологических экспериментов (Жадан, 1999), стимуляция АСО наиболее эффективна в случае приложения стимула к основанию органа. Поскольку часть энергии звуковой волны может передаваться створкам и тем самым вызывать их колебания, можно было ожидать, что в поведенческих экспериментах чувствительность будет выше при расположении излучателя со стороны правой створки (снизу), поскольку она расположена ближе к АСО и колебания могут передаваться непосредственно к его основанию.

Сама по себе возможность восприятия моллюсками колебаний в ультразвуковом диапазоне представляет интерес как новое явление, требующее отдельного исследования. О том, что прямое восприятие ультразвука механосенсорными клетками АСО и механоре-

цепторами края мантии невозможно, свидетельствуют электрофизиологические эксперименты, по результатам которых верхний диапазон воспринимаемых сигналов этими структурами ограничен частотой около 1500 Гц (Жадан, Семеньков, 1982). Об этом же свидетельствует отсутствие у гребешков поведенческой реакции на ультразвуковой сигнал, приходящий с горизонтальных направлений. Результаты измерений колебаний створок раковины под воздействием модулированного ультразвукового сигнала, сопоставленные с данными регистрации поведенческой реакции, позволяют достаточно уверенно говорить о том, что модулированный ультразвуковой сигнал воспринимается рецепторными структурами благодаря тому, что створки становятся источником низкочастотного сигнала. Таким образом, створки способны существенным образом расширить частотный диапазон воспринимаемых колебаний в водной среде.

Как установлено, максимальную чувствительность к колебаниям в водной среде гребешки демонстрируют сверху и с росто-дорсального направления, что, по-видимому, не лишено биологического смысла. С вентральной, вентро-роstralной и вентро-каудальной сторон моллюски имеют хорошее сенсорное обеспечение: здесь располагаются многочисленные глазки, а также малые и большие щупальца края мантии. Подобное сенсорное обеспечение отсутствует с дорсальной (замковой) стороны, в малой степени им обеспечены и смежные с ней участки. Поэтому необходимость дополнительной сенсорной информации с этой стороны кажется целесообразной, поскольку у животного, регистрирующего колебания в водной среде, появляется возможность обнаружить приближающихся сверху хищников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жадан П.М. Влияние конканавалина-А и его сукцинильного производного на чувствительность абдоминального сенсорного органа двустворчатого моллюска // Сенсорные системы. 1999. Т. 13, № 4. С. 309–316.
- Жадан П.М. Исследование роли реснички в восприятии механического стимула воротничковыми механорецепторными клетками абдоминального сенсорного органа двустворчатых моллюсков // Сенсорные системы. 2000. Т. 14, № 2. С. 130–137.
- Жадан П.М., Даутов С.Ш. Уникальное строение и механические свойства сенсорной реснички абдоминального сенсорного органа приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) (Mollusca, Bivalvia) // Сенсорные системы. 2003а. Т. 17, № 3. С. 231–240.
- Жадан П.М., Даутов С.Ш. Ультраструктура и механические свойства сенсорной реснички абдоминального сенсорного органа двустворчатого моллюска // Докл. РАН. 2003б. Т. 390, № 2. С. 1–4.
- Жадан П.М., Семеньков П.Г. Исследование функции абдоминального органа приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262, № 1. С. 248–250.
- Жадан П.М., Семеньков П.Г., Чекмасова Н.М. Органы чувств приморского гребешка // Приморский гребешок. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. С. 48–61.
- Жадан П.М., Сизов А.В. Ультраструктура абдоминального сенсорного органа приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) // Сенсорные системы. 2000. Т. 14, № 2. С. 117–128.
- Жадан П.М., Чекмасова Н.М. Изменение чувствительности механорецепторных клеток абдоминального сенсорного органа двустворчатого моллюска *Glycymeris yessoensis* в процессе регенерации ресничек // Докл. АН СССР. 1986. Т. 286, № 4. С. 1016–1020.
- Budelmann B.-U. Hydrodynamic receptor systems in invertebrates // The mechanosensory lateral line: neurobiology and evolution. New York: Springer-Verlag. 1989. P. 607–631.
- Frenkiel L., Moueza M. Ciliated receptor in the cruciform muscle sense organ of *Scrobicularia plana* (Da Costa) (Mollusca, Lamellibranchia, Tellinacea) // Z. Mikrosk.-Anal. Forsch. (Leipzig). 1980. Vol. 94. P. 881–894.
- Galtsoff P.S. The American oyster // US Fish. Bull. 1964. Vol. 64. P. 1–480.
- Haszprunar G. Comparative analysis of the abdominal sense organs of *Pteriomorpha* (Bivalvia) // J. Moll. Stud. 1983. V. 12A. (Suppl) P. 47–50.
- Haszprunar G. The fine structure of the abdominal sense organs of *Pteriomorpha* (Mollusca, Bivalvia) // J. Moll. Stud. 1985a. Vol. 51. P. 315–319.
- Haszprunar G. On the anatomy and fine-structure of a peculiar sense organ in *Nucula* (Bivalvia, Protobranchia) // Veliger. 1985b. Vol. 28. P. 52–62.
- Hawkins A.D. The sensitivity of fish to sound // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1973. Vol. 11. P. 291–340.
- Moir A.J.G. On the ultrastructure of the abdominal sense organ of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) // Cell Tissue Res. 1977a. Vol. 184. P. 359–366.
- Moir A.J.G. Ultrastructural studies on the ciliated receptors of the long tentacles of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) // Cell. Tissue Res. 1977b. Vol. 184. P. 367–380.
- Pichon Y., Moueza M., Frenkiel L. Physiologie de l'organe sensoriel du muscle cruciforme de *Donax trunculus* // J. Physiol. 1978. Vol. 74. P. 9A.
- Stephens P.J. The sensitivity and control of the scallop mantle edge // J. Exp. Biol. 1978. Vol. 75. P. 203–221.
- Thiele J. Ein neues Sinnesorgan der Lamellibranchier // Zool. Anz. 1887. Bd. 10. S. 413–424.
- Thiele J. Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier // Z. Wiss. Zool. 1889. Bd. 48. S. 47–59.
- White K.M. On typical marine plants and animals. XXXL. *Mytilus* // Liverpool Mar. Biol. Comm. Man. 1937. Vol. 31. P. 1–117.
- Wilkins L.A. Neurobiology of the scallop. I. Starfish-mediated escape behaviours // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1981. Vol. 211. P. 341–372.
- Zhadan P.M., Semen'kov P.G. An electrophysiological study of the mechanoreceptor function of the abdominal sense organ of the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay) // Comp. Biochem. Physiol. Ser. A. 1984. Vol. 78. P. 865–870.